

ULOTHRIX FLACCA (Dillwyn) Thuret
 (Chlorophycée, Ulotrichale) des côtes de Bretagne
 et son polymorphisme

Y. BERGER-PERROT*

RÉSUMÉ. — Décrit succinctement par DILLWYN (1805) sous le nom de *Conferva flacca*, l'*Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret a longtemps posé des problèmes taxinomiques complexes résultants pour une part de son grand polymorphisme. Afin d'aboutir à une meilleure conception de cette espèce, nous proposons d'y reconnaître trois variétés. La valeur et la stabilité des caractères retenus sont discutées.

SUMMARY. — Succintly described by DILLWYN (1805) under the name of *Conferva flacca*, *Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret have been the subject of many taxonomic controversies depending mainly of the fact that this species is greatly polymorphic. For a better characterization, we now propose to distinguish three varieties as defined on the basis of significant characters which are maintained in cultures. The value and stability of these characters are discussed in detail.

INTRODUCTION

L'*Ulothrix flacca* a été décrit pour la première fois par DILLWYN (1805, p. 53) dans son étude des «British Confervae» sous le nom de *Conferva flacca*. Mais la description que cet auteur en a donnée est tellement succincte, que l'*Ulothrix flacca* est demeuré une espèce très mal définie qui a fait l'objet de nombreuses confusions successives et variées. La description de DILLWYN qui ne tient compte que de quelques caractères morphologiques est en effet des plus simples : *C. filis simplicibus, tenuibus, flaccidis, loeti viridibus; dissepimentis pellucidis; articulis diametro paullo brevioribus*. L'auteur ajoute qu'il n'a observé aucun stade de reproduction; les deux figures qui concernent cette espèce (T. 49) n'apportent pas d'informations supplémentaires, sinon qu'il s'agit de filaments épiphytes sur une autre algue.

* Station biologique, 29211 Roscoff.

Cryptogamie : Algologie, 1980, 1, 3: 229-248.

Mais les échantillons du *Conferva flacca* laissés par Dillwyn dans l'herbier des «British Confervae», soit au «National Museum of Wales» à Cardiff (NMW)¹ soit au «British Museum» à Londres (BM) sont des lectotypes heureusement en parfait état de conservation. Il s'agit de petites touffes de filaments fins, verts, brunâtres, mats, de 1 cm de long environ, épiphytes à l'extrémité d'une algue hôte qui est une petite Fucale (obs. pers.) pour le type de Cardiff, une algue rouge (LOKHORST, 1978) pour l'échantillon conservé à Londres. L'examen de ces types, tous identiques, s'est avéré très utile pour une étude comparée avec les échantillons laissés par les nombreux auteurs qui ont étudié l'*Ulothrix flacca* et ceux que nous avons récoltés nous-mêmes sur les côtes de Bretagne.

Les observations que nous avons faites aussi bien dans la nature qu'en cultures expérimentales, nous ont permis de mettre en évidence le grand polymorphisme de cette espèce au sein de laquelle nous distinguons trois variétés. Celles-ci possèdent en commun un certain nombre de caractères qui peuvent être considérés comme spécifiques d'*U. flacca*, et des caractères particuliers dont la variabilité en fonction du milieu est discutée. Ces variétés pour lesquelles nous donnons ici une brève description et une diagnose, feront l'objet d'une étude monographique ultérieure.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons vivants ont été récoltés dans différentes stations : d'une part sur les côtes nord de la Manche, de la Baie de Locquirec à la pointe du Conquet, d'autre part sur les côtes de l'Atlantique, de la Rade de Brest au sud de la Bretagne. Les méthodes de culture, de fixation et de coloration, seront exposées ultérieurement, au cours de la description détaillée des différentes variétés.

Les échantillons d'herbier consultés ont été regonflés selon la méthode classique de l'eau distillée additionnée de teepol, puis colorés par le lugol. Parmi les nombreux échantillons étudiés, les plus importants sont les suivants : *Conferva flacca* Dillwyn – Herb. British Confervae n° 49, holotype, London (BM) et lectotype Cardiff (NMW); Herb. Bory de St Vincent (ex Herb. Chauvin) Paris (PC) et ex Herb. Lenormand, Paris (PC).

Lyngbya carmichaelii Harvey – Herb. Mrs Wyatt Algae Danmoniensis Torbay n° 230, lectotype Dublin (TCD) et Paris (PC); ex Herb. Algues de l'Ouest de la France n° 73 Le Croisic, Paris (PC).

Ulothrix flacca (Dillwyn) Thuret var. *Carmichaelii* Harvey – Herb. Le Jolis «Algues de Cherbourg» n° 113, et Herb. Thuret, sur rochers des Flamands Cherbourg, Paris (PC).

Ulothrix carmichaelii – Herb. Kornmann sur *Fucus* 10.04.1964, et leg. Sahling 16.04.1964 et 9.04.1970 Helgoland.

Hormotrichum flaccum Kützing et *Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret – «Algues Marines du Finistère» Crouan et Crouan n° 347; Herb. Thuret n° 169, leg.

1. LOKHORST (1978, p. 207) a désigné le lectotype du British Museum comme holotype.

- Le Jolis «Algues de Cherbourg», n° 11 Baie de St Anne sur zoostères et sur *Ceramium rubrum*, éch. Bornet, Cherbourg; «Algen Europae» n° 2135 leg. Rabenhorst; «Algae Groenlandicae» n° 71 leg. Rosenvinge, mêlé à *Ulothrix speciosa*, Paris (PC); Herb. Lebel n° 208, Paris (PC); Herb. Roussel, Paris (PC); Herb. de France, mêlé à *Urospora penicilliformis*, Paris (PC); ex Herb. Hauck et Richter «Phytotheka universalis» n° 381 b, Paris (PC); Herb. Weber von Bosse, Paris (PC); Herb. «Plantae islandicae» n° 304 et 155 Jónsson, Copenhague (C); Herb. Feldmann n° 1644, 8926, 9355, 10436, Paris (PC); Herb. Station Biologique de Roscoff leg. Magne 1958, n° 698.
- Hormotrichum fasciculare* Kützing Herb. Thuret n° 1294, Paris (PC).
- Schizogonium laetevirens* Kützing – Herb. Thuret n° 105, Paris (PC); Herb. Feldmann n° 313 et n° 56 leg. Herb. Collins, Paris (PC).
- Bangia laetevirens* – Herb. Harvey, Dublin (TCD).
- Ulothrix laetevirens* – Herb. Lenormand, Paris (PC).
- Lyngbya speciosa* Harvey et *Hormotrichum speciosum* Kützing Herb. de Brébisson, Paris (PC).
- Ulothrix speciosa* ex Herb. Gomont, Paris (PC).
- Urospora mirabilis* (Roth) Arechoug – ex Herb. Hamel, Paris (PC) et ex Herb. Lebel n° 694, Paris (PC).
- Bangia virescens* Foslie Herb. Foslie, lectotype, Copenhague (C).
- Ulothrix consociata* Wille – Herb. Wille, holotype, Oslo (O); Herb. Hariot Algues de Tatihou, Paris (PC); Herb. Thuret leg. Bornet, sur zoostères, Paris (PC); Herb. J. Feldmann, St Malo 1931, n° 1644, Paris (PC).
- Ulothrix consociata* Wille v. *islandica* Jónsson Herb. «Plantae islandicae» n° 233 Jónsson, Arnanes holotype et leg. Davidsson Grimsey, holotype, Copenhague (C); Herb. «Plantae Groenlandicae» Rosenvinge, Kornoks 1888, Copenhague (C).
- Ulothrix consociata* Wille v. *islandica* f. *geniculata* Jónsson Herb. «Plantae islandicae» n° 162 Jónsson, Eyjafjörður 1848, holotype, Copenhague (C).
- Ulothrix pseudoflacca* Wille – Herb. Wille 1902, holotype, Oslo (O).
- Ulothrix pseudoflacca* f. *minor* – Herb. Wille sur *Fucus*, Husøy 1918, holotype, Oslo (O); Herb. de France leg. Hariot, Algues de Tatihou 1909, 1911 et 1926, Paris (PC); Herb. J. Feldmann, Paris (PC).

RÉSULTATS

A. – Problèmes historiques provoqués par le polymorphisme de l'espèce

La première description de DILLWYN est, nous l'avons vu, si peu précise qu'elle a immédiatement entraîné de nombreuses confusions. Ainsi KÜTZING en 1833 crée le genre *Ulothrix* uniquement pour quelques *Conferva* d'eau douce, et range par la suite les actuels *Ulothrix* marins dans le genre *Hormotrichum* (KÜTZING, 1845, 1849, 1850-53). Le *Conferva flacca* est alors nommé *Hormotrichum flaccum*. Mais définissant les espèces à l'aide de quelques critères morphologiques (dimensions cellulaires, présence ou absence de ramifications) cet

auteur ne réalise pas le polymorphisme du *Conferva flacca*, et crée de nouvelles espèces pour des formes qui en réalité s'y rattachent; il s'agit d'*Hormotrichum carmichaelii*, *H. affine*, *H. didymum*, *H. fasciculare*, *H. vermiculare*. De plus, ayant remarqué les formes coalescentes, il les range dans le genre *Schizogonium* sous le nom de *S. laetevirens*. D'autres auteurs font par la suite des confusions encore plus graves et confondent l'*Hormotrichum flaccum* de Kützing avec *Urospora* (ou *Hormiscia*) *penicilliformis* (WITTRÖCK et NORDSTEDT, 1882; KJELLMANN, 1883; DE TONI, 1889; REINKE, 1889), et dans de nombreux herbiers (Lenormand, Le Jolis, Hamel) il est d'ailleurs souvent mêlé à des échantillons d'*Urospora*. A cause de l'aspect particulier de sa paroi, le *Conferva flacca* de Dillwyn a également été placé dans les *Lyngbya* par HARVEY (1833, 1849, 1851) sous deux noms d'espèces, *L. flacca* et *L. carmichaelii*, dont les caractères morphologiques clairement définis, (notamment la présence ou l'absence de ramifications), s'appliquent à deux variétés de l'*Ulothrix flacca* ici décrites. Les dénominations de HARVEY sont reprises par JOHNSTONE et CROALL (1860). FOSLIE (1890) tout en reconnaissant l'existence de l'*Ulothrix flacca* fait une autre confusion en le nommant parfois *Bangia virescens*.

C'est THURET (1863, in LE JOLIS) qui décide de rapporter le *Conferva flacca* de Dillwyn, les *Hormotrichum* de Kützing et quelques *Lyngbya* de Harvey au genre *Ulothrix*, mettant en synonymie sous le nom d'*Ulothrix flacca* : *Conferva flacca*, *Hormotrichum flaccum*, *H. carmichaelii*, *H. vermiculare*, *H. fasciculare*, *Lyngbya flacca*, *L. carmichaelii*.

Par la suite, une nouvelle erreur s'est introduite dans la littérature lorsque les auteurs nordiques ont confondu l'*Ulothrix flacca* (Dillw.) Thur. avec l'*Ulothrix speciosa* (Carm. ex Harv.) Kütz. (ROSENVINGE, 1893-1894; WILLE, 1901; JÖNSSON, 1903, 1904). Or la clé de détermination proposée par WILLE en 1901 ayant servi de base à la détermination des *Ulothrix* marins d'Europe, la confusion entre les deux espèces s'est maintenue durant de nombreuses années. De plus, comme ses prédécesseurs, WILLE n'a pas consulté les types du *Conferva flacca* de Dillwyn, et il a refait l'erreur de Kützing en créant pour des formes d'*Ulothrix flacca* les espèces nouvelles suivantes : *U. pseudoflacca* f. *major* et f. *minor* (plus étroites qu'*U. flacca*) et *U. consociata* (à filaments coalescents). COLLINS (1909) décide de mettre cette dernière espèce en synonymie avec le *Schizogonium laetevirens* de Kützing en créant la nouvelle combinaison *Ulothrix laetevirens*, reprise par SETCHELL et GARDNER (1920), et par les auteurs américains modernes. H. JÖNSSON, dans ses travaux sur les Algues d'Islande (1903) et du Groenland (1904) renouvelle l'erreur de Wille en créant pour l'*Ulothrix consociata* une variété et une forme nouvelle : *U. consociata* v. *islandica* (à filaments plus larges que ceux du type de Wille) et *U. consociata* v. *islandica* f. *geniculata* (à filaments plus étroits que ceux du type de Wille, et pourvus de vraies et de fausses ramifications).

En ce qui concerne les travaux plus modernes, la confusion entre *Ulothrix flacca* et *Ulothrix speciosa* est démasquée par KORNMANN (1964) dans son étude des *Ulothrix* marins d'Héligoland. PERROT (1968, 1972) signale l'existence de deux formes écologiques d'*Ulothrix flacca* distinctes a priori par leur cycle de développement. Les recherches caryologiques ultérieures ont montré

que leurs cycles sexués sont en réalité semblables, mais que l'un d'eux (celui de la forme de haut niveau) est fréquemment perturbé au moment de la formation des zygotes qui demeurent alors non caryogamiques² et se développent directement en filaments, donnant l'apparence d'un cycle isomorphe. Enfin, les travaux récents de LOKHORST (1978) apportent une meilleure définition de l'espèce *flacca* en tenant compte de l'ensemble des caractères réellement spécifiques : caractères morphologiques, cytologiques (en microscopie photonique et électronique), et caractères de la reproduction. Cependant tout en étant exacte, la définition donnée par cet auteur masque l'existence, au sein de l'espèce, de formes distinctes ayant des caractères stables, dans la nature comme en culture, et qui méritent, selon nous, d'être érigées au rang de variétés. C'est ce qui justifie la présente mise au point.

B. — Mise en évidence des limites taxinomiques de l'espèce *flacca* et distinction de trois variétés

1) Caractères du *Conferva flacca* d'après les échantillons de Dillwyn

Le *Conferva flacca* de Dillwyn (fig. 1 à 6) est constitué de filaments de 16 à 25 μm de large, fixés à la base par un rhizoïde simple ou bifide et terminés par une cellule apicale arrondie. La paroi qui s'effiloche et se détruit facilement est caractérisée par son épaisseur (3 à 7 μm), par son aspect rugueux et sale qu'accroissent les microparticules et microorganismes qui s'y incrustent. Les coalescences sont fréquentes à la base des filaments, de même que les accollements au cours de leur trajet. Aucune ramification n'a été observée dans les différentes régions de prélèvement de l'échantillon. Les cellules renferment un chloroplaste pourvu d'un gros pyrénnoïde, rarement deux. Des organes reproducteurs, dont le contenu est très fragmenté, sont également visibles; sur l'échantillon de Cardiff, il s'agit sans doute de gamétocystes (fig. 3).

2) Concept actuel de l'*Ulothrix flacca*

Aux caractères mis en évidence par l'examen des échantillons de Dillwyn se sont ajoutés d'autres caractères concernant la morphologie et la cytologie (notamment ultrastructurale), la reproduction et l'écologie (KORNMAN, 1964; KORNMAN et SAHLING, 1977; PERROT, 1968, 1972; LOKHORST, 1978; BERGER-PERROT, à paraître; BERGER-PERROT et THOMAS, à paraître).

On peut résumer ainsi les apports nouveaux permettant de mieux caractériser l'*Ulothrix flacca* :

La largeur des filaments est capable de variations plus considérables que celles observées sur les échantillons de Dillwyn; de plus, des ramifications et des rhizoïdes latéraux se forment quelquefois.

² A côté des vrais zygotes où s'effectue normalement la caryogamie, se forment et se développent des zygotes dans lesquels les noyaux mâle et femelle ne fusionnent pas (Berger-Perrot, *Cryptogamie : Algologie*, à paraître).

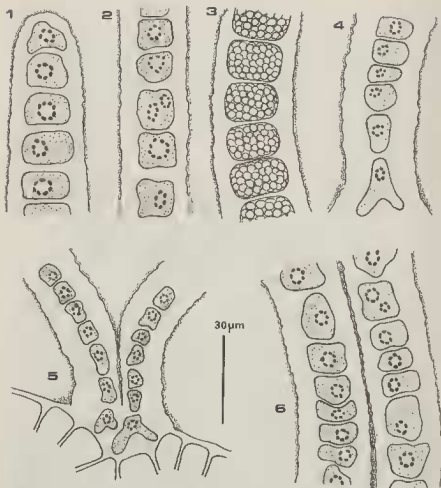


Fig. 1 à 6. — Le *Conferva flacca* de Dillwyn (type de Cardiff; NMW). 1 : extrémité apicale d'un filament adulte; 2 : région moyenne d'un filament adulte; 3 : organes reproducteurs; 4 : base d'un filament isolé; 5 : deux filaments coalescents à leur base, puis accolés; 6 : deux filaments accolés sur leur trajet.

L'ultrastructure de la **paroi cellulaire** est caractérisée par la succession de trois couches **plus ou moins fibrillaires** (LOKHORST, 1978; BERGER-PERROT et THOMAS, à paraître) recouvertes par une couche externe dense aux électrons dont la nature reste à préciser. Cette dernière couche est souvent elle-même recouverte par une couche mucilagineuse qui explique sans aucun doute les accolements sur le trajet des filaments, d'autant plus fréquents que cette couche est plus importante. L'épaisseur de la couche dense aux électrons et celle de la couche mucilagineuse peuvent varier considérablement.

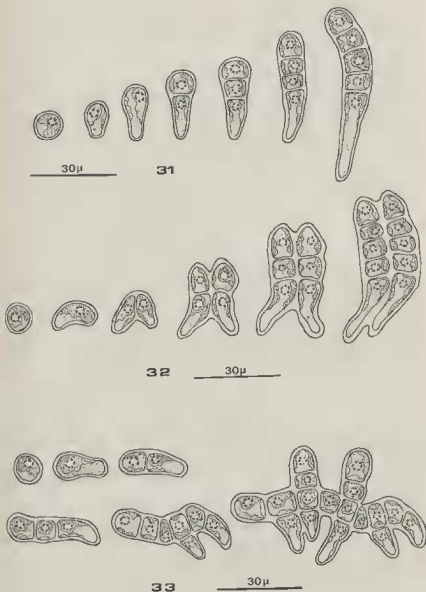


Fig. 31 à 33. — Les différents modes de germination des zoospores directes quadriflagellées. 31 : différents stades du développement selon le mode dressé; 32 : différents stades du développement selon le mode coalescent; 33 : différents stades du développement selon le mode hétérotriche.

L'ultrastructure du chloroplaste révèle la présence de nombreux thylacoïdes plus ou moins groupés en amas pseudogranaires. Le pyrénioïde, non pénétré par les thylacoïdes, présente un aspect homogène (LOKHORST, loc. cit.; BERGER-PERROT et THOMAS, à paraître) qui se retrouve chez d'autres *Ulothrix* marins tels que *U. implexa* et *U. subflaccida* (LOKHORST, loc. cit.; BERGER-PERROT, non publié).

En culture, la germination des spores peut s'effectuer selon trois modes :

1) un mode dressé (fig. 31) où le premier cloisonnement de la spore, transversal et parallèle au substrat, est suivi par la formation d'un filament dressé³, 2) un mode coalescent (fig. 32) où le premier cloisonnement de la spore est perpendiculaire au substrat et suivi par le développement de deux filaments dressés coalescents, 3) un mode hétérotriche (fig. 33) où plusieurs cloisonnements, perpendiculaires au substrat ou obliques, sont responsables de la formation d'un thalle prostré sur lequel prennent naissance de nombreux filaments dressés. Les modes dressé et hétérotriche correspondent à deux types précédemment décrits par FRITSCH (1903) et repris par ISLAM (1963) et LOKHORST (loc. cit.).

L'espèce est généralement considérée comme étant monoïque, mais des cas de diécie sont possibles.

La reproduction sexuée est assurée par des gamètes isogames donnant naissance à des zygotes qui évoluent en sporophytes unicellulaires à stipe court fixé au substrat par un disque de petite taille. Ces sporophytes sont nettement codioloïdes c'est-à-dire en forme d'ampoule irrégulière plus ou moins allongée, ce qui les distingue aisément de ceux d'*Ulothrix speciosa* dont la forme est coccoïde c'est-à-dire sphérique.

La reproduction directe des gamétophytes est assurée par des zoospores quadriflagellées, d'abondantes aplanospores, des propagules uni- ou pluricellulaires.

L'espèce est caractérisée par une longue durée de vie et une vaste répartition écologique. Elle supporte l'émersion et l'immersion prolongée, les variations d'éclairement, de température et de salinité. Selon les conditions du milieu, elle présente des caractères particuliers dont la valeur taxinomique, jugée en fonction de leur stabilité en culture expérimentale, sera discutée ultérieurement.

3) Présentation sommaire et diagnose des trois variétés

Nos observations sur le terrain et en cultures expérimentales poursuivies de nombreuses années, nous ont permis de déceler au sein de l'*U. flacca* trois variétés : 1) une variété *flacca* à laquelle appartiennent les échantillons de Dillwyn, 2) une variété *geniculata* décrite par H. JÖNSSON (1903) sous le nom d'*U. consociata* var. *islandica* f. *geniculata*, 3) une variété *roscoffensis* n'ayant pas

3. Il arrive que plusieurs spores demeurent groupées en un pseudoparenchyme et se développent simultanément sur le mode bipolaire. Il ne faut pas confondre le développement dressé de spores accolées avec le développement hétérotriche de spores isolées.

fait l'objet de description antérieure. Les deux premières se localisent au niveau du littoral supérieur et sont très tolérantes à l'égard des modifications du milieu (salinité, température, lumière, assèchement); la troisième vit au niveau du littoral inférieur où elle exige des conditions écologiques stables.

a) variété *flacca* nov. var.

Elle apparaît en mars et se maintient jusqu'en mai depuis le supralittoral jusqu'au littoral moyen, sur les rochers, les galets et les autres algues qu'elle tapisse ou borde d'une frange vert sombre, d'aspect terne et laineux. Les filaments mesurent de 5 à 10 cm de long. Larges de 16 à 35 μm (fig. 8) ils sont peu rétrécis à la base (fig. 10) mais le plus souvent effilés à l'apex (fig. 7). La paroi (3-10 μm d'épaisseur) est caractérisée en ultrastructure, par la présence d'une importante couche externe dense aux électrons et d'une épaisse couche mucilagineuse encombrée de microparticules et de microorganismes. Souvent accolés par deux ou davantage (fig. 11 et 13) les filaments sont parfois plurisériés et pourvus de rhizoïdes latéraux, mais rarement ramifiés.

La cellule basale (10-30 μm de long) s'allonge en un rhizoïde simple ou bifide (fig. 10 et 11). Les autres cellules (4-15 μm de long et 15-30 μm de large) renferment un chloroplaste en lame pariétale épaissie au niveau des pyrénoides (au nombre de 1 à 6), en demi-ceinture non fermée et n'occupant pas tout l'espace cellulaire dans les cellules jeunes, fermée et remplissant toute la cellule jusqu'aux cloisons transversales dans les cellules âgées.

La reproduction directe fait intervenir : 1) des aplanospores, 2) des propagules, 3) des zoospores directes quadriflagellées, rondes ou ovoïdes (6-10 μm de long et 4-6 μm de large) formées au nombre de 8 à 32 dans chaque sporocyste (8-20 μm de long et 20-30 μm de large) (fig. 9 et 13) et germant selon les trois modes dressé, coalescent, hétérotriche.

Les filaments sont monoïques et très contournés au moment de la reproduction. De couleur vert brun clair, les gamétocystes (8-15 (20) μm de long et 20-30 μm de large) engendrent des gamètes biflagellés isogames (6-8 μm de long et 3-4 μm de large) (fig. 9 et 14). Leur copulation donne des zygotes qui évoluent en *Codiolum* (à maturité 30-40 μm de long et 18-20 μm de large) pourvus d'un stipe court. Leur contenu donne de 8 à 16 zoospores méiotiques quadriflagellées (fig. 15).

Certains gamètes peuvent se développer parthénogénétiquement en stades codioloïdes. Les zygotes non caryogamiques sont fréquents et donnent directement naissance à des thalles filamenteux.

Diagnose

Filamenta lata 16 usque ad 35 μm sunt, base parum stricta, saepe coalescentia, et generale simpla sunt nonque provida sunt lateralibus rhizoïdis. Filamenta rugosam parietem spissitudinis 3 usque ad 10 μm habent cellulae latiores quam alta sunt (4-15 μm x 15-30 μm) et harum plastum cooperit totum cellulae spatium unumque usque ad 6 pyrenoidos fert.

Monoïqua filamenta contortissima sunt, cum fecunda sunt. Sexum duogenticum heteromorphum cyclum cum isogamis gametis (6-8 μm x 3-4 μm) et cum codioloïdo sporophyto (30-40 μm x 18-20 μm) habent.



Fig. 7 à 15. *Ulothrix flacca* variété *flacca*. 7 : extrémité apicale d'un filament adulte; 8 : région moyenne d'un filament adulte; 9 : sporocystes et gamétocystes sur un même filament; 10 : un rhizoïde basal; 11 : deux filaments coalescents à leur base, puis accolés; 12 : deux filaments accolés sur leur trajet, 13 : sporocystes et spores directes quadriflagellées; 14 : gamétocystes, gamètes isogames, copulation, évolution du zygote en sporophyte codioloïde. 15 : sporophyte à maturité et zoospores méiotiques quadriflagellées.

Parthenogeneticarum gametarum codioloïdis stadiis et zygotarum, qui non caryogamicae sunt, filamentibus stadiis crescentia.

Directo modo se productunt zoosporis, aplanosporis et propagulis.
Vivit in saxis et algis ad supra maris superficiem.

b) variété *geniculata* comb. nov.

= *Ulothrix consociata* v. *islandica* f. *geniculata* Jönsson, 1903.

Elle apparaît en mars et se maintient jusqu'au mois de juillet, puis réapparaît à l'automne contrairement aux deux autres variétés. Elle vit au niveau du supralittoral et du littoral supérieur sur des supports divers, surtout en épiphyte sur d'autres algues, notamment les Fucales, dont elle recouvre la base des frondes. Les filaments vert clair et d'aspect mat sont larges de 10 à 29 μm (fig. 17), peu rétrécis à la base (fig. 19) et arrondis à l'apex (fig. 16). La paroi (3-6 μm d'épaisseur) est recouverte d'une couche mucilagineuse chargée de microparticules et de microorganismes. Très souvent coalescents (fig. 18 et 19) et ramifiés (fig. 22), les filaments se coudent (fig. 21) se cassent et forment de nombreux rhizoïdes latéraux (fig. 22).

La cellule basale (10-25 μm de long) s'allonge en un rhizoïde simple ou bifide et la cellule suprabasale émet toujours un rhizoïde latéral (fig. 19 et 20). Les autres cellules (3-5 (15) μm de long et 8-25 μm de large) renferment un plaste en lame pariétale épaissie au niveau des pyrénoides (au nombre de 1 à 3), mais n'occupant pas tout l'espace cellulaire.

La reproduction directe fait intervenir : 1) des propagules, 2) des aplanospores, 3) des zoospores directes quadriflagellées (8-10 μm de long et 4-6 μm de large), au nombre de 8 à 32 dans chaque zoosporocyste (8-18 μm de long et 12-22 μm de large), et qui germent selon les trois modes dressé, coalescent, hétéotriche (fig. 31, 32 et 33). A la fin du printemps et en automne, cette variété se caractérise par une remarquable hétérosporie : des microzoospores (5-6 μm de long et 3-4 μm de large) sont engendrées dans les mêmes filaments que les macrozoospores (8-10 μm de long et 4-6 μm de large) (fig. 23).

Les filaments sont monoïques et contournés au moment de la reproduction. De couleur vert brun clair, les gamétocystes (6-18 μm de long et 12-22 μm de large) engendrent des gamètes biflagellés isogames (5-6 μm de long et 3-4 μm de large). Leur copulation donne des zygotes qui évoluent en *Codiolum* (à maturité 25-30 μm de long et 15-18 μm de large) pourvus d'un stipe court. Ces *Codiolum* engendrent de 8 à 16 zoospores méiotiques quadriflagellées, ou des aplanospores (fig. 24).

Quelques gamètes peuvent se développer parthénogénétiquement en stades codioloïdes, et quelques zygotes peuvent demeurer non caryogamiques et produire directement des thalles filamenteux.

Diagnose

Filamenta angustiora quam haec varietatis flacca (10-29 μm) sunt, hase parum stricta, aliquando coalescentia, saepe ramificata et cubitata, non provida sunt multis lateralibus rhizoïdis etiam in supra basali cellula. Filamenta rugosam parietem spissitudinis 3 usque ad 6 μm habent.

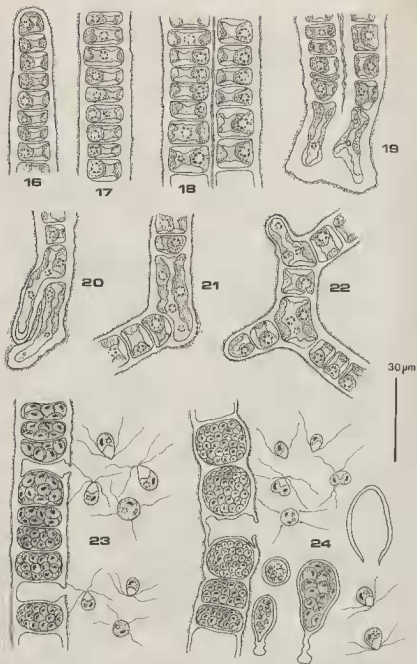


Fig. 16 à 24. — *Ulothrix flacca* variété *geniculata*. 16 : extrémité apicale d'un filament adulte; 17 : région moyenne d'un filament adulte. 18 : deux filaments accolés sur leur trajet. 19 : deux filaments coalescents à leur base, puis accolés; 20 : base d'un filament isolé avec son rhizoïde basal et son rhizoïde suprabasal, 21 : filament coudé et cassé au niveau du coude; 22 : rhizoïde latéral (en haut) et jeune ramification (en bas) dans la région moyenne d'un filament; 23 : macro- et microsporocystes, macro- et microzoospores quadriflagellés, 24 : gamétocystes, gamètes, copulation isogame, planozygote perdant ses flagelles, évolution du zygote en sporophyte codioloïde, sporophyte à maturité, sporophyte vidé de son contenu, zoospores méiotiques quadriflagellés.

Cellulae latiores quam alta sunt (3-5 (15) μm x 8.25 μm) et harum plastum non cooperit totum cellulae spatium exque contrario huic varietatis flacca unumque usque ad tres pyrenoides fert.

Monoïqua filamenta contorta sunt, cum feconda sunt. Sexum duogeneticum heteromorphum cyclum cum isogamis gametis (5-6 μm x 3-4 μm) et cum codioloïdo sporophyto (25-30 μm x 15-18 μm) habent.

Parthenogeneticarum gametarum codioloïdis stadiis et zygotarum, qui non caryogamiae sunt filamentibus stadiis crescentia.

Directo modo se produunt zoosporis, aplanosporis et propagulis.

Vivit principaliter epiphyto in Fucalis ad supra maris superficiem.

c) variété *roscoffensis* nov. var.

Elle apparaît dès le mois de février et se maintient jusqu'à fin mars (au plus tard mi-avril) au niveau du littoral inférieur, sur les grandes algues brunes et rouges, rarement sur le substrat rocheux. Les filaments vert sombre, d'aspect mat et laineux, mesurent de 8 à 15 cm de long et de 25 à 45 μm de large (fig. 26 et 27). Très rétrécis à la base (fig. 28) ils s'amenuisent jusqu'à l'apex dont la cellule apicale est arrondie (fig. 25). La paroi (3-5 μm d'épaisseur) possède en ultrastructure la couche externe dense aux électrons, mais le plus souvent non recouverte par la couche mucilagineuse à microparticules et microorganismes. Les filaments ne sont jamais ni coalescents, ni accolés, ni ramifiés et sont toujours dépourvus de rhizoïdes latéraux même au niveau de la cellule suprabasale. Plus courte que chez les deux variétés précédentes, la cellule basale (12-18 μm de long) est assez bien caractérisée par sa forme «en pied» (fig. 28). Les dimensions des autres cellules varient de la base à l'apex. Elles mesurent à la base 18-20 μm de long et 10-12 μm de large, et à l'apex 3-8 μm de long et 30-44 μm de large. Le plaste a la forme d'une lame pariétale qui remplit tout l'espace cellulaire, porte des pyrénoïdes en nombre souvent supérieur à quatre, et constitue dans les cellules adultes, un anneau complètement fermé.

La reproduction directe, très réduite et très limitée dans le temps, est assurée uniquement par des zoospores quadriflagellées (6-8 μm de long et 3-5 μm de large) formées dans des zoosporocystes (15-25 μm de long et 20-35 μm de large) (fig. 29) et germant selon le seul mode dressé. Il n'a été observé ni aplanospore, ni propagule.

Les filaments sont dioïques ou parfois monoïques, et restent droits au moment de la reproduction. De couleur vert brun sombre, les gamétocystes (6-25 μm de long et 28-45 μm de large) donnent des gamètes biflagellés isogames ou légèrement anisogames (4-6 μm de long et 2,5-4 μm de large). Leur copulation donne des zygotes qui évoluent en *Codiolum* (à maturité, 30-40 μm de long et 15-25 μm de large) pourvus d'un stipe court. Leur contenu se transforme en zoospores méiotiques quadriflagellées ou plus fréquemment en aplanosporis (fig. 30).

Très peu de gamètes se développent parthénogénétiquement en stades codioloïdes, et il n'a jamais été observé de zygote non caryogamique.

Diagnose

Filamenta latiora (25-45 μm) quam haec varietatis flacca et haec varietatis

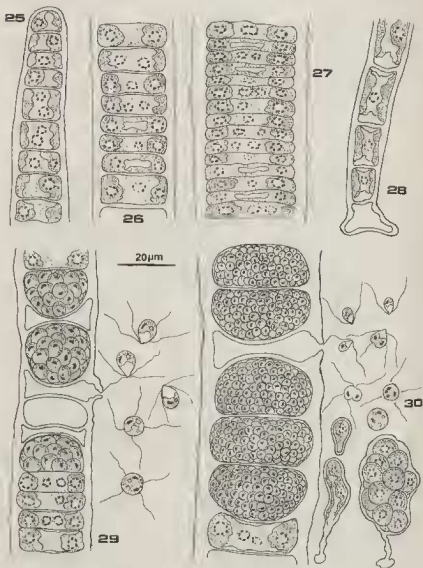


Fig. 25 à 30. — *Ulothrix flacca* variété *roscoffensis*. 25 : extrémité apicale d'un filament adulte; 26 : région suprabasale d'un filament adulte; 27 : région moyenné d'un filament adulte; 28 : base d'un filament adulte; 29 : sporocystes et zoospores directes quadriflagellées; 30 : gamétocystes, gamètes, copulation, planozygote perdant ses flagelles, évolution du zygote en sporophyte codioloïde, sporophyte à maturité, renfermant des aplanospores.

geniculata sunt, base nitido modo stricta, numquam coalescentia ne sunt semper simpla, non provida sunt lateralibus rhizoidis. Filamenta laxatam firmamque parietem spissitudinis 3 usque ad 5 μm habent.

Cellulae latiores quam altae sunt (3-20 μm x 10-44 μm) et harum plastum cooperit totum cellulae spatium pluresque pyrenoidos (saepe plus quattuor) fert.

Dioïqua filamenta directa sunt, cum secunda sunt. Sexum duogeneticum heteromorphum cyclum cum isogamis aut leviter anisogamis gametis (4-6 μm x 2,5-4 μm) et cum codioloïdo sporophyto (30-40 μm x 15-25 μm) habent.

Parthenogeneticarum gametarum codioloïdis stadiis rare crescentia et zygotas, qui non caryogamicae sunt, absunt.

Directo modo se productunt zoosporis.

Vivit in magnis algis ad infra maris superficiem.

4) Tableau comparatif des principaux caractères distinctifs des trois variétés

Voir page suivante.

DISCUSSION

Ainsi, l'examen des échantillons types de *Conserva flacca* de Dillwyn et l'étude des échantillons actuels à l'aide de cultures expérimentales et d'observations ultrastructurales, permettent de préciser les caractères spécifiques de l'*Ulothrix flacca*. Les anciens auteurs, n'ayant pas consulté les types de Dillwyn, ont créé des espèces nouvelles erronées qui se retrouvent ensuite dans la plupart des classifications, même récentes, du genre *Ulothrix* (WILLE, 1901; JÓNSSON, 1903, 1904; COLLINS, 1909; SETCHELL et GARDNER, 1920; HAMEL, 1930; KYLIN, 1949; FOREST, 1954; RAMANATHAN, 1964). En revanche, nos recherches confirment les synonymies données par LOKHORST (1978) pour cette espèce, notamment en ce qui concerne l'assimilation de l'*Ulothrix pseudoflacca* f. *major* et f. *minor* et de l'*Ulothrix consociata* de Wille, au *Conserva flacca* Dillwyn.

C'est grâce aux cultures expérimentales et aux observations ultrastructurales (KORNMAN, 1964; LOKHORST, 1978; BERGER-PERROT, 1980; BERGER-PERROT et THOMAS, à paraître) que la distinction entre *Ulothrix flacca* et *Ulothrix speciosa* (Carm. ex Harv.) Kütz. est actuellement un fait acquis.

Ce sont aussi les cultures expérimentales qui nous ont permis de constater le remarquable polymorphisme intraspécifique de l'*Ulothrix flacca*, déjà mis en évidence par l'étude du cycle de développement (PERROT, 1968 et 1970). Il est maintenant confirmé par les observations morphologiques et cytologiques faites sur les différentes formes obtenues en culture, et soumises à diverses conditions expérimentales de photopériode, température, salinité, émergence, immersion. Dans toutes les conditions expérimentales, certains caractères demeurent stables et se retrouvent chez toutes les formes étudiées; ils sont donc considérés comme caractères spécifiques de l'*Ulothrix flacca*. D'autres caractères sont également stables, mais ils diffèrent d'une forme à l'autre et nous ont amenée à distinguer trois variétés au sein de cette espèce. Parmi ces derniers caractères,

Tableau comparatif des principaux caractères distinctifs des trois variétés

	<i>v. flacca</i>	<i>v. geniculata</i>	<i>v. roscoffensis</i>
Écologie	du supralittoral au littoral moyen;	du supralittoral au littoral supérieur;	littoral inférieur;
	supporte les variations de salinité et l'émer-sion prolongée.	supporte les variations de salinité et l'émer-sion prolongée.	ne supporte que de faibles variations de salinité et de courtes émer-sions.
	filaments ± longs, vert sombre, laineux et mats.	filaments courts, vert clair, laineux et mats.	filaments courts, vert sombre, laineux et mats.
Morphologie	largeur : 16-35 µm.	largeur : 10-29 µm.	largeur : 20-45 µm.
	peu rétrécis à la base; effilés à l'apex.	peu rétrécis à la base; arrondis à l'apex.	très rétrécis à la base; effilés à l'apex.
	souvent coalescents, très rarement ramifiés.	très souvent coalescents très souvent ramifiés.	jamais coalescents, ja-mais ramifiés.
	cellule basale (10-30 µm de long) allongée en rhizoïde.	cellule basale (10-25 µm de long) allongée en rhi-zoïde.	cellule basale (12-18 µm de long) élargie en pied.
	rare rhizoïdes laté-raux; pas de rhizoï-de suprabasal.	nombreux rhizoïdes la-téraux; un rhizoïde su-prabasal.	pas de rhizoïde latéraux; pas de rhizoïde supra-basal.
	paroi rugueuse à cou-che mucilagineuse.	paroi rugueuse à cou-che mucilagineuse.	paroi faiblement rugueu-se à couche mucilagi-neuse extrêmement ré-duite.
Germination des spores	épaisseur de la paroi : 3-10 µm.	épaisseur de la paroi : 3-6 µm.	épaisseur de la paroi : 3-5 µm.
	moder dressé, coales-cent, hétérotriche.	moder dressé, coales-cent, hétérotriche.	moder dressé.
Reproduction directe	pas d'hétérosporie.	hétérosporie.	pas d'hétérosporie.
	propagules.	propagules.	pas de propagules.
	aplanospores.	aplanospores.	pas d'aplanospores.
Reproduction sexuée	filaments monoïques	filaments monoïques	filaments monoïques ou dioïques.
	gamétocystes vert brun clair.	gamétocystes vert brun clair.	gamétocystes vert brun sombre.
	gamètes isogames (6-8 x 3-4 µm).	gamètes isogames (5-6 x 3-4 µm).	gamètes iso- ou anisoga-mes (4-6 x 2,5-4 µm).
	quelques gamètes par-thénogénétiques, fré-quentes zygotes non earyogamiques.	quelques gamètes par-thénogénétiques, quel-ques zygotes non caryo-gamiques.	très rares gamètes par-thénogénétiques, pas de zygotes non caryogami-ques.

particuliers aux variétés, les uns paraissent totalement indifférents aux facteurs externes, et les autres peuvent subir leur influence. Les caractères variant uniquement en fonction des conditions écologiques, sont distingués des précédents.

A. — Les caractères spécifiques de l'*U. flacca*

Les filaments dont la largeur ne dépasse pas 45 μm , ont toujours un aspect laineux et terne; leur paroi est épaisse (3-10 μm), irrégulière à la surface, recouverte d'une couche mucilagineuse d'importance variable plus ou moins chargée de microorganismes et de microparticules. Responsable, lorsqu'elle est suffisamment développée, des accolements sur le trajet des filaments, cette couche mucilagineuse, déjà visible en microscopie photonique à l'aide du bleu de méthylène à 1% ou de l'encre de Chine, est particulièrement évidente en microscopie électronique. L'ultrastructure révèle en outre l'existence constante d'une couche externe dense aux électrons recouvrant elle-même trois couches sous-jacentes plus ou moins fibrillaires. Les zygotes évoluent en sporophytes nettement codioloïdes c'est-à-dire en forme d'ampoule allongée; ils sont pourvus d'un stipe court et contourné, terminé par un petit disque de fixation. Les trois variétés possèdent en commun ces divers caractères mais se distinguent par des caractères particuliers dont la stabilité a été contrôlée en culture.

B. — Les caractères stables et particuliers à chaque variété

1) Ceux qui ne semblent pas subir l'influence des facteurs externes

Le rhizoïde suprabasal, les nombreux rhizoïdes latéraux et les fréquentes ramifications de la variété *geniculata* se développent quelles que soient les conditions expérimentales, alors qu'ils demeurent toujours absents dans les cultures de la variété *roscoffensis*, et exceptionnels dans celles de la variété *flacca*.

De même, les zoospores directes quadriflagellées de la variété *roscoffensis* germent toujours selon le seul mode dressé ou bipolaire⁴. Dans les mêmes conditions expérimentales, celles des deux autres variétés peuvent germer selon les trois modes précédemment décrits.

Selon la population d'origine, les filaments de la variété *roscoffensis* sont dioïques ou monoïques, alors que ceux des deux autres variétés sont toujours monoïques.

Chez les variétés *flacca* et *geniculata*, le développement de gamètes parthénogénétiques et la formation de zygotes non caryogamiques sont possibles dans la nature et en culture, alors qu'ils n'ont jamais été observés chez la variété *roscoffensis*.

4. Chez la variété *roscoffensis*, seules les aplanospores méiotiques engendrées par les sporophytes codioloïdes peuvent donner l'illusion d'un développement hétérotrophe lorsqu'elles germent simultanément en demeurant *in situ*.

2) Ceux qui semblent influencés par les facteurs externes.

Favorisée par les faibles salinités, chez les variétés *flacca* et *geniculata*, la formation d'aplanospores et de propagules n'a jamais été observée chez la variété *roscoffensis*, pas même sous l'effet des faibles chlorinités qu'elle tolère d'ailleurs beaucoup moins bien que les deux autres variétés.

L'hétérosporie, qui est stimulée par des photopériodes longues et des températures élevées, demeure néanmoins strictement caractéristique de la variété *geniculata*, tant dans la nature qu'en cultures expérimentales.

C. — Les caractères variables en fonction des facteurs écologiques

La couche mucilagineuse qui recouvre la paroi externe des filaments est particulièrement importante chez les variétés *flacca* et *geniculata* qui sont soumises à l'émersion prolongée. En immersion continue cette couche se réduit, tandis que les accolements entre filaments tendent à devenir moins fréquents. Chez la variété *roscoffensis*, l'absence d'accolements entre les filaments, et la réduction de la couche mucilagineuse à quelques traces irrégulièrement réparties que révèle l'ultrastructure, doivent résulter de la localisation de cette variété au niveau du littoral inférieur, où elle demeure le plus souvent immergée.

La largeur des filaments, quelle que soit la variété, est influencée par la salinité. Aussi bien dans la nature qu'en culture, les filaments sont plus étroits lorsqu'ils vivent en faible salinité.

L'aspect du chloroplaste est variable en fonction à la fois de l'éclairement et de la salinité. Chez les trois variétés, sous un éclairement intense et en faible salinité, le plaste occupe moins de place dans la cellule, prend une couleur vert pâle et une forme lobée découpée.

Ainsi, par l'ensemble des caractères qu'elle met en évidence, cette étude conduit à distinguer trois entités distinctes au sein de l'*Ulothrix flacca* des côtes bretonnes. Toutefois, les essais d'hybridation déjà tentés suggèrent que les trois variétés décrites ici sont peut-être isolées génétiquement. Il se peut que les recherches ultérieures obligent à les élever au rang d'espèces distinctes, dans un complexe *flacca*. Dans l'état actuel de nos connaissances, la solution proposée dans le présent travail nous a semblé à la fois prudente et nécessaire.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGER-PERROT, Y., 1980 — Mise au point sur le problème concernant l'*Ulothrix speciosa* (Carm. ex Harvey) Kützinger et l'*Urospora kormmannii* Berger-Perrot. Accepté pour publication à *Phycologia*.
- BERGER-PERROT, Y., 1981 — Recherches sur *Ulothrix flacca* (Chlorophycée, Ulotrithale) des côtes de Bretagne. I. Morphologie, cytologie, caryologie et reproduction de la variété *geniculata* (Jónsson) Berger Perrot. Soumis pour publication à *Cryptogamie : Algologie*.

- BERGER-PERROT, Y. et THOMAS, J.C., 1981 - Étude ultrastructurale comparée du pyrène et des parois dans les genres *Ulothrix* et *Urospora*. Soumis pour publication à *Phycologia*.
- COLLINS, F., 1909 - The Green Algae of North America. *Tufts college studies* 2 (3) : 180-188.
- DE-TONI, G.B., 1889 - Sylloge algarum 1 : Sylloge Chlorophycearum. Padua.
- DILLWYN, L.W., 1802-1809 - British Confervae. London : 53.
- FOREST, H.S., 1954 - Discussion of a portion of the Ulotrichaceae. *Castanea*, 19 (1) : 61-75.
- FOSLIE, M., 1890 - Contribution to knowledge of the marine algae of Norway. I. *East Finmarken Tromsø*.
- FRITSCH, F.E., 1903 - Observations on the young plants of *Stigeoclonium* Kütz. *Beih. Bot. Centralbl.*, 13 : 358-387.
- HAMEL, G., 1930 - Chlorophycées des côtes françaises. *Rev. Algol.*, 4 : 1-168.
- HARVEY, W.H., 1833 - In Hooker, W.I., British Flora II, London.
- HARVEY, W.H., 1849 - A manual of the British marine algae. London.
- HARVEY, W.H., 1851 - Phycologia britannica IV. London.
- ISLAM, A.K.M.N., 1963 - A revision of the genus *Stigeoclonium*. *Beih. Nova Hedwigia*, 10 : 1-164.
- JOHNSTONE, W.G. et CROALL, A., 1860 - The nature printed British sea-weeds. IV. Chlorospermeae. London.
- JÓNSSON, H., 1903 - The Marine Algae of Iceland. III, Chlorophyceae. *Bot. Tidskr.* 25 : 337-377.
- JÓNSSON, H., 1904 - The Marine Algae of East-Greenland. *Medd. Grönl.*, 30 : 1-73.
- KJELLMANN, F.R., 1883 - Norra Ishafvets Algflora. In The Algae of the Arctic sea. *K. Sv. Vet. Akad. Handl.*, 20 (5).
- KORNMANN, P., 1964 - Die *Ulothrix* Arten von Helgoland I. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, 11 : 27-38.
- KORNMANN, P. et SAHLING, P.H., 1977 - Meeresalgen von Helgoland. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 29 : 1-289.
- KUTZING, F.T., 1833 - Algologische Mittheilungen II. Über eine neue Gattung der Confervaceen. *Flora*, 16 : 517-521.
- KÜTZING, F.T., 1845 - Phycologia germanica. Nordhausen.
- KÜTZING, F.T., 1849 - Species Algarum. Leipzig.
- KÜTZING, F.T., 1850-53 - Tabulae Phycologicae II et III. Nordhausen.
- KYLIN, H., 1949 - Die Chlorophyceen der Schwedischen westküste. *Acta Univ. Lund N.F.*, Avd. 2, 45 : 1-74.
- LE JOLIS, A., 1863 - Liste des algues marines de Cherbourg. Paris.
- LOKHORST, G.M., 1978 - Taxonomic studies on the marine and brackish water species of *Ulothrix* (Ulotricales, Chlorophyceae) in western Europe. *Blumea*, 24 (2) : 191-264.
- PERROT, Y., 1968 - Sur le cycle de deux formes d'*Ulothrix flacca* (Dillw.) Thuret de la région de Roscoff. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 266 : 1953-1955.
- PERROT, Y., 1972 - Les *Ulothrix* marins de Roscoff et le problème de leur cycle de reproduction. *Soc. bot. Fr. Mémoires* : 67-74.

- RAMANATHAN, K.R., 1964 — Ulotrichales. *Indian Council of agricultural research*, New Delhi.
- REINKE, I., 1889 — Atlas deutscher Meeresalgen. Berlin.
- ROSENVINGE, L.K., 1893 — Grønlands Havalger. *Medd. Grøn.*, 3.
- ROSENVINGE, L.K., 1894 — Les Algues marines du Groenland. *Ann. Sc. Nat.*, 19 :
- SETCHELL, W.A. et GARDNER, N.L., 1920 — The marine algae of the Pacific coast of North America II, Chlorophyceae. *Univ. California Public. Bot.*, 8 : 139-374.
- WILLE, N., 1901 — Studien über Chlorophyceen I-VII. *Skr. norske vidensk. Akad. Mat. Naturvid. Kl.*, 6 : 1-46.
- WITTROCK, V.B. et NORDSTEDT, C.F.O., 1882 — Algae aquae dulcis exsiccatae. *Hedwigia*, 21 : 103-110.